

deel van de saccadische responsies naar geluidsstimuli is dat zij typisch korte latenties hebben (onder 0.3 s) en dus een vroeg ruimtelijk percept weergeven. De oogspoeltechniek (Collewijn et al., 1975) werd gebruikt om de oogpositie te meten met een hoge temporele en ruimtelijke resolutie (respectievelijk 500 Hz en binnen 1 graad).

Daar proefpersonen in onze experimenten reageerden in een hoofd-vaste conditie, waren stimulus- en responsieposities beperkt tot het oculomotorbereik (ongeveer 35-40 graden excentriciteit). Aan de ene kant maakte dit een nauwkeurige meting van het localisatiegedrag in dat gebied gedurende één sessie mogelijk (typisch 150-200 trials). Aan de andere kant kon localisatiegedrag op andere posities niet gemeten worden. De resultaten in dit proefschrift hebben daarom vooral betrekking op localisatie in de frontale hemisfeer, en men moet voorzichtig zijn met het generaliseren van de resultaten naar localisatie in andere gebieden.

8.5 Samenvatting

Hoofdstuk 2 Dit artikel beschrijft het effect van spectrotemporele factoren op menselijke geluidslocalisatie in twee dimensies (2D). Proefpersonen reageerden met saccadische oogbewegingen naar akoestische stimuli die werden gepresenteerd in de frontale hemisfeer. Zowel de horizontale (azimut) als verticale (elevatie) stimuluslocatie werden willekeurig willekeurig gevarieerd. Drie typen stimuli werden gebruikt, allen met verschillende spectrotemporele patronen, maar met identiek gevormde gemiddelde (breedbandige) vermogensspectra: ruispufjes, frequentie-gemoduleerde tonen, en treintjes van korte ruispufjes. In alle proefpersonen varieerden de elevatiecomponenten van de saccadische responsies systematisch met verschillende temporele parameters, terwijl de azimutcomponenten van de responsie even nauwkeurig bleef in alle stimuluscondities. De data lieten zien dat het auditief systeem geen finale elevatieschatting berekent van een lange termijn integratie (orde 100 ms) van sensorische invoer. In plaats daarvan suggereren de resultaten dat het auditief systeem een 'multiple look' strategie zou kunnen toepassen, waarin de uiteindelijke schatting is berekend van opeenvolgende kortetermijn schattingen (orde enkele milliseconden). Deze bevindingen zijn verwerkt in een conceptueel model dat de data kan verklaren en een schema voorstelt voor de temporele verwerking van spectrale sensorische informatie in een dynamische schatting van geluidselevatie.

Hoofdstuk 3 Dit artikel heeft betrekking op de fusie van oorschelpkenmerken van het linker- en rechteroor in een percept van geluidselevatie, alsook de contributie van deze kenmerken aan de perceptie van geluidsazimut.

Een serie van auditieve-localisatie experimenten werden uitgevoerd waarin de luistercondities voor elk oor waren: normaal, spectraal verstoord door mallen, of sterk gedempt door een stop. Breedbandige, hoogfrequente of laagfrequente ruis

met verschillende intensiteiten werd afzonderlijk aangeboden op willekeurige posities binnen het tweedimensionale oculomotorbereik. De hoofd-vaste saccadische oogbewegingen werden gebruikt voor het meten van de localisatiereactie over een doelbereik van ± 30 graden in zowel de azimuth- als elevatierichting.

Een vergelijking van responsies in de unilaterale-mal conditie, bilaterale-mal conditie en de controleconditie leverden het bewijs dat het fusieproces kan worden beschreven als een ruimtelijk gemiddelde van de monauraal waargenomen elevaties. Het gewicht van een gegeven oor in het ruimtelijk gemiddelde bleek systematisch af te hangen van azimuth, aangezien het geleidelijk varieerde van een maximale bijdrage voor verre ipsilaterale doelen tot een kleinere bijdrage voor contralaterale stimuli.

In de monaurale luistercondities bleek de nauwkeurigheid in elevatie grotendeels onaangetast door de stop en bleek localisatie in elevatie even nauwkeurig voor doelen aan de ipsilaterale kant en de contralaterale kant. Responsies waren verschoven naar de horende kant, maar enige correlatie met doelazimut resteerde. Deze correlatie verdween echter bijna of geheel wanneer de oorschelpkenmerken aan de horende kant waren verstoord door een mal. Dit geeft aan dat monaurale spectrale kenmerken ook kunnen bijdragen aan de perceptie van geluidsazimut voor frontale doelen.

Hoofdstuk 4 Omdat het binnenoor niet ruimtelijk is geordend, is geluidslocalisatie afhankelijk van de neurale verwerking van impliciete akoestische kenmerken. Om de positie van een geluid vast te stellen, moet het brein deze kenmerken leren en calibreren, terwijl het nauwkeurige terugkoppeling van andere sensorimotor-systemen gebruikt. Experimenteel bewijs voor een dergelijk systeem is gevonden voor de kerkuil, maar niet voor de mens. Hier demonstreren we het bestaan van voortdurende ruimtelijke calibratie in het volwassen menselijk auditief systeem. De spectrale elevatiekenmerken in (menselijke) proefpersonen werden verstoord door de oorschelp te modificeren met mallen. Alhoewel localisatie van geluidselevatie onmiddellijk na de modificatie dramatisch verslechterde, herstelde het vermogen tot nauwkeurige localisatie zich daarna langzaam maar zeker. Een interessante bevinding was dat het leren van de nieuwe spectrale kenmerken niet interfereerde met de neurale representatie van de originele kenmerken, aangezien proefpersonen geluid konden localiseren met zowel de normale als de gemodificeerde oorschelpen.

Hoofdstuk 5 Dit artikel presenteert een methode om de akoestische invoer voor het linker- en rechteroor op een robuuste manier te verwisselen en dienovereenkomstig het teken van de interaurale verschillen voor horizontale localisatie te veranderen. De interaurale verschillen waren omgedraaid door middel van kleine kruislings verbonden hoorapparaten die in de oorkanaalopening werden geplaatst en de rest van de concha en de oorschelp vrij lieten. Het resultaat was dat de

links-rechts perceptie werd omgedraaid, terwijl hoogfrequente oorschelpkenmerken voldoende behouden werden voor nauwkeurige localisatie van geluidselevatie.

Deze techniek complementeert een methode waarin mallen worden aangebracht op de oorschelp om verticaal localiseren te verstoren (e.g. Hofman et al., 1998). De hoorapparaten modificeren op een selectieve manier de interaurale verschillenmerken, terwijl ze een unieke (omgedraaide) relatie met de azimuth van de geluidsbron behouden. In principe zou het auditief systeem deze kenmerken kunnen vertalen naar een nieuwe representatie van geluidsaazimut en de gemodificeerde kenmerken dus relateren aan verticale geluidsposities.

De effectiviteit op korte termijn werd gedemonstreerd voor één proefpersoon. Bovendien toonde de metingen gedurende een periode van drie weken stabiel localisatiegedrag. Interessant was dat geen adaptief responsiegedrag geobserveerd werd voor de omgedraaide interaurale kenmerken.

De methode zou nuttig kunnen zijn voor plasticiteitsstudies in dieren en voor psychofysische studies die betrekking hebben op het verwerken van kenmerken voor geluidslocalisatie.

Hoofdstuk 6 De richtingsafhankelijke akoestische filtering van het buitenoor speelt een belangrijke rol in geluidslocalisatie. Het wordt algemeen aangenomen dat het essentieel is voor de detectie van geluidselevatie, terwijl geluidsaazimut volgt uit binaurale verschillenmerken in intensiteit en fase. Men gelooft dat geluidselevatie is gecodeerd door prominente en karakteristieke eigenschappen in het vermogenspectrum van het geluid op sensorisch niveau, zoals pieken en dalen. Echter, het is nog steeds onbekend wat het relatieve belang is van elk van deze eigenschappen en hoe geluidselevatie daaruit berekend kan worden. Dit hoofdstuk presenteert een localisatiemodel dat het mogelijk maakt eigenschappen te extraheren, waarvan men kan verwachten dat ze relevant zijn voor elevatiedetectie. Een eigenschap werd gekarakteriseerd als een spectrale afgeleide van een bepaalde orde en schaal, waar een simpele netwerk met twee lagen werd gebruikt om het belang ervan voor de berekening van geluidselevatie te bepalen.

Hoofdstuk 7 De richtingsgevoelige akoestiek van de oorschelpen stellen mensen in staat om de onder-boven en voor-achter richting van geluid waar te nemen. Dit mechanisme complementeert een ander, onafhankelijk mechanisme dat geluidsaazimut afleidt uit interaurale verschillenmerken. De oorschelpen voegen effectief richtingsafhankelijke, spectrale dalen en pieken toe aan het oorspronkelijke bron-spectrum en men heeft laten zien dat dergelijke prominente spectrale eigenschappen worden gebruikt om de richting van geluid in het verticale mediale vlak te coderen. Het is echter onduidelijk welke van de door de oorschelp veroorzaakte spectrale vormeigenschappen een rol speelt in geluidslocalisatie. De huidige studie presenteert een methode voor de reconstructie van ruimtelijk relevante vormeigenschappen in het spectrale domein. Breedbandige spectra met willekeurige vormen

werden gepresenteerd in een snel tempo, terwijl proefpersonen saccadische oogbewegingen maakten naar de waargenomen posities van de stimuli. De analyse, die is gebaseerd op Bayesiaanse statistiek, geeft aan dat specifieke spectrale eigenschappen geassocieerd konden worden met waargenomen ruimtelijke locaties. Spectrale eigenschappen die verkregen werden met deze psychofysische methode leken op voorname eigenschappen van de overdrachtsfuncties van de oorschelp die verkregen waren door akoestische metingen in de oorkanaal.